Importance des Mycorrhizes pour la régénération de l'Epicéa

(PICEA EXCELSA LINK) (Suite)

A la faveur de l'envoi, à des dates échelonnées au cours de l'année 1959, d'échantillons collectés par M. l'Ingénieur des Eaux et Forêts POLY, nous avons pu rédiger une première note (1) à l'issue de laquelle nous étions en mesure de conclure que :

« le rôle bienfaisant des mycorrhizes pour la croissance des Epicéas est un fait indiscutable. Toutes les pratiques susceptibles de favoriser la mycorrhization des jeunes plants sont à encourager ». Et nous citions, entre autres techniques forestières favorables :

— « l'apport d'humus renfermant des Champignons mycorrhisoformateurs.

— l'abaissement du PH dans les sols neutres ou faiblement acides.

— la limitation des apports d'engrais...

Enoncer de tels principes est une chose, les mettre en pratique en est une autre. Il a fallu là encore toute la compréhension et l'amabilité de M. l'Ingénieur POLY pour que de nouveaux essais soient entrepris en 1960. Régulièrement approvisionné en échantillons variés (toujours accompagnés des précieux commentaires de notre pourvoyeur, dont nous faisions largement usage dans ntre texte) nous avons pu suivre ces essais, à distance. Les pages ci-dessous que nous proposons au lecteur rendent compte de nos observations et de nos interprétations.

EXAMEN DES DERNIERS SUJETS DES PLACETTES n° 2 et n° 5 (ESSAIS D 1959) (*)

Semis de la placette n° 2 :

Au cours de leur première année ces semis avaient successivement manifesté un mauvais début de croissance assorti d'une tendance certaine à la

(*) On retrouvera dans notre première note (1) tous les caractères des stations n° 2 et 5.

« fonte », puis quelques associations mycorrhiziennes normales s'étaient constituées et la densité des plants dans la parcelle s'était stabilisée.

Les plants survivants que nous avons observés en 1960, pourvus outre leurs feuilles cotylédonaires, d'aiguilles bien vertes sur une pousse de 6 à 8 mm de longueur, possèdent quelques racines latérales mycorrhizées (complexes du sous-type F). Morphologiquement normales, les mycorrhizes restent pourtant encore trop rares chez ces plants pour lesquels, malgré tout, elles ont joué un rôle salutaire, capital à notre sens, au cours de l'été 1959.

Semis de la placette n° 5 :

Au cours de leur première année, le développement des semis a été absolument normal dans cette placette : des mycorrhizes typiques, en moyenne abondance, se sont constituées. Ainsi, à une mycorrhization correcte, correspondait en 1959 une bonne croissance.

Les échantillons observés durant cette seconde année se sont montrés pourvus d'une bonne ramification latérale de leurs racines longues, sous la forme de nombreuses ébauches de racines courtes. Toutefois le nombre des mycorrhizes pourrait, sans inconvénient, au contraire, être encore plus élevé !

COMPTE-RENDU D'EXPERIENCES EN FORET DE SEPTMONCEL

Une série de semis a été effectuée dans des placettes diversement préparées :

— dans une première placette le sol est resté intact.

— après grattage superficiel du sol dans un second cas, on a apporté un humus acide en provenance d'une station où les semis naturels se développent et se montrent bien mycorrhizés.

— après un semblable grattage de la surface, des éléments de souches en décomposition ont été incorporés au sol d'une troisième placette.

Les semis ont été effectués le 23 mai 1960 à partir de graines collectées en automne 1958 sur des Epicéas de la forêt du Massacre et conservées à la sècherie de La Joux, en chambre froide.

Vers le 20 juin 1960 on pouvait considérer que la levée avait été bonne dans les trois placettes. Mais, dès la fin de ce mois, «.. Les semis ont commencé à disparaître au cours d'une période sèche ».. « Les pluies qui ont caractérisé l'été 1960 n'ayant fait leur apparition que vers le début du mois de Juillet » (cf. POLY **in litt.**).

Cette période de sécheresse a achevé de malmener les germinations déjà en proie à d'autres attaques : au sommet de leur axe hypocotylé les cotylédons aussi bien que les jeunes aiguilles étaient en effet coupés.

Nous avons néanmoins reçu et examiné quelques semis survivant dans chacune des placettes. Nous n'avons pu déterminer la cause de la mutilatoin

du feuillage, nos observations ne nous ayant révélé encore aucun indice susceptible de justifier la mort de ces semis.

L'examen de l'appareil racinaire, bien réduit à la date des observations (plants de quelques semaines seulement) ne nous a pas permis de découvrir de mycorrhizes normalement constituées, quelle que soit l'origine des plants étudiés (placettes traitées ou non). Cette absence de complexes chez des sujets aussi jeunes ne nous a d'ailleurs pas étonné. Signalons malgré tout que, dès le début de juillet, les racines des semis ayant crû sur sol enrichi par apport de souche pourrie, étaient abondamment pourvues, superficiellement, d'hyphes à boucles annonciatrices de la présence de Basidiomycètes et prometteuses, si ces plants n'avaient subi divers outrages., d'une bienfaisante mycorrhization ultérieure.

COMPTE-RENDU D'EXPERIENCES EN FORET DE PREMANON-DARBELLA ET DE SEPTMONCEL

Ces essais ont été conduits en utilisant des Epicéas de 5 ans (3 ans de semis + 2 ans de repiquage) provenant de la pépinière de Lamoura. 20 plants ont été mis en place dans chacune des 3 parcelles localisées et traitées comme il suit :

a) **forêts de Prémanon-Darbella, parcelle B :**

Le sol qui y est profond, peu acide, envahi par une végétation de hautes herbes (**Petasites, Mulgedium,** etc..) n'a subi aucun traitement spécial.

b) **forêts de Prémanon-Darbella, parcelle B :**

Lors de la mise en place des plants dans un sol identique à celui de la station ci-dessus, on a introduit dans chaque fente de plantation deux poignées d'un humus acide dont le pH était voisin de 5,5. Cet humus avait été prélevé loin de toute souche dans une parcelle où la régénération naturelle de l'Epicéa se produit normalement.

c) **forêt de Spetmoncel, parcelle 10 :**

Dans un sol tout à fait comparable à celui des parcelles précédentes on a introduit à la plantation de chaque sujet deux poignées d'éléments provenant de l'écrasement d'une vieille souche pourrie d'un Epicéa abattu il y a au moins 15 ans.

Dans les trois parcelles un dégagement contre la concurrence des hautes herbes a été effectué lors de la mise en place des plants, le 24 mai 1960. Bien qu'une tentative de reboisement dans l'aire des placette a) et b) se soit, en 1955, soldée par un échec total, la reprise des 60 sujets transplantés a été parfaite et ceux-ci « apparaissent au début de l'hiver 1960 en excellent état (POLY, **in litt**).

NOS OBSERVATIONS DES SYSTEMES RACINAIRES :

Elles ont été effectuées à des dates échelonnées au cours de l'année 1960 : les 20 août, 19 octobre et 10 novembre.

Des forestiers, bien mieux informés que nous des techniques sylvicoles ont jugé le procédé de plantation « en fente ». Nous ne sommes pas qualifiés pour en faire la critique, mais nous avons été frappé de voir quelle curieuse disposition des racines ce mode de plantation entraînait parfois. Orientées de part et d'autre de l'axe initial, les racines se développent presqu'exclusivement dans le plan de la fente de plantation et c'est entre elles, resserrées, que se localisent les racines courtes au rôle pourtant si important. Il nous semble que, valable dans certains sols (sols légers par ex.), cette technique ne serait pas « physiologiquement » recommandable ailleurs.

a) **Plants en provenance de sol non traité :**

20 août : Sur des racines longues bien développées les racines courtes sont beaucoup trop rares. Les mycorrhizes y font presque totalement défaut, ce qui confirme nos dires précédents (1) relativement aux pépinières de Lamoura.

19 octobre : Les plus jeunes racines courtes se révèlent mycorrhizées. Mais ce n'est encore là qu'une timide constitution de complexes.

10 novembre : La mycorrhization se poursuit. A l'arrachage, la terre est retenue entre les petites racines, nombreuses, pourvues d'un important feutrage fongique (mycorrhizes du sous-type A). Mais nous relevons encore une inégalité marquée dans le degré de mycorrhization des divers plants, certains l'étant presque correctement, d'autres pas du tout.

b) **Plants en provenance de sol localement enrichi par apport d'humus acide :**

20 août : L'effet de cet amendement n'est pas encore sensible. Peut-être que la transplantation (et donc l'application d'humus) sont trop récentes.

19 octobre : Le système racinaire reste encore peu étendu. Néanmoins les quelques racines longues supportent un grand nombre de racines courtes en cours de mycorrhization.

10 novembre : les plants, dont la partie aérienne est très belle et l'appareil racinaire « aplati » comme nous l'avons signalé plus haut, possèdent d'abondantes racines courtes dont les mycorrhizes se laissent rapporter à plusieurs sous-types.

c) **Plants en provenance de sol localement enrichi par apport de souche pulvérisée :**

20 août : Malgré la date récente de mise en expérience, une amorce sensible de mycorrhization s'observe sur les apex des racines courtes.

19 octobre : Sur une forte charpente de racines longues s'observent des racines courtes en petite quantité mais remarquablement mycorrhizées.

10 novembre : Les mycorrhizes sont fort abondantes mais malheureusement concentrées entre les racines longues comprimées elles-mêmes suivant la fente de plantation. Il serait sans doute plus profitable que l'on permette au plant de se constituer un appareil racinaire explorant le sol dans toutes les directions.

RESULTATS D'ESSAIS DE MYCORRHIZATION EXPERIMENTALE DE SEMIS ET DE PLANTS D'EPICEA

M. l'Ingénieur POLY a, en accord avec nous, entrepris de provoquer chez l'Epicéa la mycorrhization de semis ou de plants repiqués, en infectant le sol de placettes à l'aide d'une souche de Champignon mycorrhizogène susceptible de s'associer à cette essence.

PREPARATION DU SOL :

Nous reproduisons là les précieux renseignements aimablement communiqués par M. l'Ingénieur POLY.

« J'ai prélevé de la tourbe que j'ai laissé sècher quelques jours, mais qui était encore fraîche au moment de l'inoculation, je l'ai pétrie avec les cultures de Bolet ; le mélange a été répandu sur la planche de la pépinière et a été incorporé à la terre superficielle de cette planche » **(in litt.)**

Le souches du Champignon utilisé **(l'Ixocomus luteus** (Fr. ex L.) Quél., ou « Cèpe jaune ») provenaient de la mycothèque du Centre Technique du Bois à Paris. L'**I. luteus** est une espèce commune, associée aux peuplements de Conifères.

A titre de comparaison des semis et des repiquages de plants ont été effectués sur sol non inoculé.

LE MATERIEL

Les graines employées pour ces essais ont été collectées sur des Epicéas de la forêt du Massacre et conservées à la sécherie de La Joux. Les semis ont été réalisés le 4 mai 1960 sur le sol (artificiellement infecté ou non) de la pépinière de Lamoura.

Quant aux repiquages, ils ont été effectués en utilisant des plants d'Epicéa de 3 ans. Ces sujets ont été confiés au printemps de1960 au sol de la pépinière de Lamoura, préalablement inoculé ou non.

NOS OBSERVATIONS :

a) **Jeunes plants issus de semis effectués sur sol non inoculé :**

20 août : En dépit d'un aspect sain des sujets étudiés, toute mycorrhize fait défaut sur leur système racinaire cependant bien développé.

19 octobre : L'appareil racinaire est bien proportionné et sensiblement plus important qu'en août. Quelques mycorrhizes se sont constituées. Il ne s'agit cependant que de complexes mal conformés et inefficients.

10 novembre : La recherche des mycorrhizes normales sur les nombreuses petites racines latérales est restée vaine. Néanmoins les jeunes semis sont sains et vigoureux.

b) **Jeunes plants issus de semis effectués sur sol inoculé par l'apport de culture d' I. luteus :**

20 août : L'aspect d'ensemble de ces tout jeunes plants est identique à celui des plants témoins. Pourtant le microscope révèle l'existence d'yphes de Basidiomycète appliquées contre les racines et déjà on peut parler d'une ébauche de mycorrhization.

19 octobre : La mycorrhization se poursuit. Les plants sont bien vigoureux, quelques complexes typiques appartiennent au sous-genre F (mycorrhizes à manteau plectenchymateux et surface lisse).

10 novembre : Les différences de vigueur, de « chevelu », entre les plants inoculés et les témoins collectés à la même date, restent minimes. Peut-être n'est-ce qu'au printemps de 1961 que des différences significatives apparaîtront.

c) **Plants de 3 ans repiqués sur sol non inoculé :**

20 août : En dépit du jeune âge de ces plants leur appareil racinaire est insuffisamment développé. Certes d'assez nombreuses racines latérales flanquent les racines longues mais les mycorrhizes y font totalement défaut.

19 octobre : L'appareil racinaire a assez peu évolué. Toutefois quelques mycorrhizes se sont constituées. Duveteuses, formant un voile visible à l'œil nu au niveau de quelques racines courtes, elles appartiennent au sous-type A.

10 novembre : Les mycorrhizes sont encore fort rares. Seules les racines longues, exploratrices, se sont développées.

d) **Plants de 3 ans repiqués sur sol infecté par l'apport de cultures d'I. luteus :**

20 août ê Les plants sont robustes, sains et possèdent de très abondantes racines courtes latérales. Des mycorrhizes normalement constituées et appartenant au sous-type F existent déjà.

19 octobre : Toujours très nombreuses, les racines courtes sont recouvertes par un important duvet mycélien. Les mycorrhizes constituées par le Basidiomycète sont maintenant très communes.

10 novembre : On pourrait prendre ces sujets comme « plants-types » tellement leur chevelu racinaire est fourni, richement mycorrhizé. Les complexes constitués appartienent au sous- type A très efficient à la faveur de ses nombreuses hyphes superficielles.

L'élimination des particules de terre attenantes au système racinaire en est d'ailleurs rendue difficile. Des « noisettes » de sol restent accrochées au niveau d'ensembles coralliformes constitués par de nombreuses racines courtes dichotomes.

DISCUSSION

Les difficultés de régénération de l'Epicéa en montagne ne datent pas d'hier ! Dans sa publication de 1947, M. l'Inspecteur Général LACHAUSSEE (2) en a parfaitement évoqué les multiples aspects. Ce n'est que récemment que nous avons eu connaissance de cette minutieuse étude. Nous nous excusons de ne point en avoir fait mention dans notre première note, elle y aurait déjà mérité la place de choix que nous lui réserverons ici.

M. l'Inspecteur Général LACHAUSSEE écrit (2, p. 282), à propos des multiples remarques relatives à la régénération problématique de l'Epicéa : « A ces observations on a donné jusqu'à présent des explications plus ou moins satisfaisantes... Des recherches plus approfondies, notamment en pédologie, microbiologie du sol, apporteront peut-être à l'avenir des explicatins plus complètes ». Est-ce à dire, en rapportant nos quelques pages, que nous avons conscience de contribuer un peu à dissiper le mystère ? Peut-être, un peu, tant il est vrai que la solution est entre les mains des forestiers bien sûr, mais aussi, **tout à la fois,** de météorologistes, de pédologistes, de biologistes, etc...

A PROPOS DU pH ET DE L'APPORT D'HUMUS ACIDE :

L'Epicéa est la seule espèce à pouvoir vivre avec le Bouleau pubescent et le Pin de Montagne dans les sols tourbeux. Il se développe bien sur des souches à forte acidité : pH 4,4 à 4,7 (d'après LACHAUSSEE, 2). Compte tenu de ces aptitudes, nous n'avons pas été surpris par les résultats très moyens enregistrés lors de l'examen des plants « survivants » de 1959 (placettes 2 et 5). Le pH du sol où ils croissaient étant d'environ 6,5, les agents de la « fonte des semis » qui ont endommagé la parcelle 2 en 1959, avaient trouvé là un terrain convenable pour exercer leurs méfaits.

Bienfaisante a été, en forêt de Prémanon-Darbella, l'influence des apports d'humus acide prélevé dans une station naturelle où les plants étaient normalement mycorrhizés. Partisan de l'apport d'humus au double rôle acidifiant et vecteur de mycorrhizoformateurs, dans tous les sols où le pH le justifie, nous ne saurions mieux faire que de renvoyer le lecteur aux arguments déployés par LACHAUSSEE (2, p. 295 et 298).

A PROPOS DE LA VEGETATION

La végétation de hautes herbes est fort préjudiciable à l'établissement de jeunes sujets. Il est indéniable que l'occupation du sol par les racines des plantes herbacées s'oppose nettement au développement des germinations.

Nous nous demandons si, à cette première influence néfaste, n'est pas liée la réduction abusive de l'illumination sous les **Mulgedium, Petasites** et autree **Adenostyles.** Nos propres recherches sur les relations entre la lumière et la mycorrhization (par le truchement des hydrates de carbone élaborés au niveau des aiguilles et transportés dans les racines où les Champignons mycorrhyzogènes les recherchent) rendent, malgré quelques restrictions, de telles relations plausibles et sont à la base de nouveaux essais que nous entreprenons en laboratoire.

A PROPOS DE L'INOCULATION EXPERIMENTALE DES PEPINIERES :

Même si nous ne sommes pas encore à la veille d'une demande de tous les pépiniéristes pour obtenir des souches de Champignons mycorrhizoformateurs, nous ne minimiserons pas pour autant les résultats des essais conduits par M. l'Ingénieur POLY. Dans notre précédente note nous avons démontré, par nos recherches, la rareté des Champignons des mycorrhizes dans la pépinière de Lamoura. On était donc en droit d'attendre de démonstratives réactions de supériorité de la part des plants infectés. En réalité il n'y a, entre les semis du 4 mai 1960, infectés ou non, que peu de différences « **actuellement** » visibles à l'œil nu. Est-ce un échec ? Non ! Les plants de première année ne sont que rarement très intensément mycorrhizés. Nous avancerons même qu'à la suite d'un soigneux examen microscopique des racines des semis de la parcelle inoculée, nous nous portons garant de leur supériorité en 1961 sur leurs frères encore dépourvus de toute mycorrhize efficiente.

Dans le cas des transplantations le succès est d'ores et déjà nettement assuré. Dès les examens d'août 1960, les plants de cinq ans transplantés sur sol inoculé nous ont montré d'abondantes mycorrhizes typiques. Le système racinaire de ces plants nous a paru « physiologiquement » idéal. Peut-être pourra-t-on envisager prochainement une application pratique éminemment utile puisqu'elle serait de nature à accroître les chances de succès dans les transplantations ? Là encore des recherches complémentaires sont nécessaires.

A PROPOS DE L'EFFET « SOUCHE »

Ainsi qu'il ressort de nos observations relatives aux échantillons en provenance de la forêt de Septmoncel, « l'effet souche » est manifestement favorable. L'apport de restes pulvérisés assure une mycorrhization précoce et correcte.

Déjà, à plusieurs reprises dans son travail, LACHAUSSEE a souligné le rôle heureux des souches pour la régénération de l'Epicéa. Ce type très spécial de microstation aurait même l'exclusivité des régénérations en forêts de haute montagne. Mais LACHAUSSEE à aussi très clairement exposé les graves inconvénients qu'offre, lors de l'exploitation, la « forêt-parc » à la-

quelle aboutit ce mode de régénération. Il n'en est pas moins vrai que « les souches et les troncs pourris présentent une porosité maxima », « que les semis y persistent sans déchets appréciables », que le milieu qu'elles constituent est aéré. En ce qui concerne ce dernier point, on sait que les mycorrhizes font défaut, ou sont rares, chez les plantes de sols denses, compacts, inondés, asphyxiques. Maintes recherches de physiologie ont d'ailleurs mis en évidence l'importance des échanges gazeux au niveau des racines.

En outre, les souches représentent, comme nous l'avons déjà souligné (1) en évoquant les travaux de DIMBLEBY, des « niches écologiques » où se réfugient certains Champignons mycorrhizogènes dans l'attente de nouveaux hôtes vivants... dont ils ont, à vrai dire, parfois beaucoup de mal à se passer. Un tel faisceau de qualités est bien de nature à soutenir la campagne menée par LACHAUSSEE : « Créer des places à régénération par épandage de souches » (2, p. 301).

POUR CONCLURE...

Parmi les chercheurs qui se sont intéressés au problème de la régénération de l'Epicéa, la plupart n'ont cru devoir invoquer que des facteurs climatiques, physiques, chimiques. Quelques-uns cependant ont pensé en biologistes et, depuis PILLICHODY (cité par LACHAUSSEE, 2), on a parlé « d'équilibre biologique fragile ». Ne soyons pas intransigeants, le problème est trop complexe pour n'être rapporté qu'à un seul type de facteurs. S'il faut tenir compte du climat, des particularités physiques et chimiques du sol, n'y-a-t-il pas également lieu de penser un peu à l'arbre lui-même, à son appareil souterrain, à ses organes absorbants, et à leurs précieux associés : les Champignons des mycorrhizes ? Demandez à MOSER comment on assure le succès dans les reboisements de pentes du Tyrol, à DIMBLEBY comment se repeuple la lande écossaise ?

Et, puisque l'Epicéa a fait l'objet de ce propos, demandez à PRYOR (3) comment on réussit à assurer son succès en Australie. L'Epicéa commun était une des espèces qui croissaient mal sur les aires montagneuses du sud-est de l'Australie où cependant tout portait à penser qu'il devait réussir. Il a suffi, pour dissiper ce mystère, qu'un jour un bateau apporte un « Epicéa de Noël » européen dans son pot de terre d'origine. Un peu de cette terre, moins de 1 % en poids, placée dans chacun des godets d'une pépinière australienne remplis de sol du pays, assura alors aux plants « boudeurs » une croissance normale !

BIBLIOGRAPHIE

(1) BOULLARD (B.). — Importance des mycorrhizes pour la régénération de l'Epicéa, (*Picea excelsa* Link).
Rev. Soc. For. Franche-Comté et Prov. de l'Est, mars 1960, 10 pages.

(2) LACHAUSSEE (E.). — La régénération de l'Epicéa en haute-montagne. Rev. Eaux et Forêts, mai 1947, p. 281-302.

(3) PRYOR (L. D.). — How important is Mycorrhiza to introduced Conifers ? The Austral. Journ. of Sci., 20, 1958, p. 215-216.

B. BOULLARD

Laboratoire de Botanique de la
Faculté des Sciences de CAEN.